SUR LES RESTES DE SAURIA DU NUMMULITIQUE EUROPÉEN RAPPORTÉS A LA FAMILLE DES IGUANIDÆ

Par Robert Hoffstetter.

A la suite des publications de F.-J. Pictet, de H. Filhol et de R. Lydekker, divers restes de Sauriens, provenant de l'Eocène supérieur et peut-être de l'Oligocène européens, ont été rapportés à la famille des Iguanidés. La présence de ce groupe dans les gisements anglais, français et suisses n'a jamais été contestée depuis ; elle est mentionnée dans tous les traités classiques.

Une étude attentive m'a convaincu qu'il y a là une erreur d'inter-

prétation qu'il convient de rectifier.

Les restes fossiles européens rapportés à cette famille sont les suivants, dans l'ordre chronologique:

- 1855-57. Saurien d'espèce perdue, appartenant probablement au groupe des Iguaniens F.-J. Pictet, in F.-J. Pictet, C. Gaudin et Ph. de la Harpe. Mémoire sur les animaux vertébrés trouvés dans le terrain sidérolitique du canton de Vaud et appartenant à la faune éocène, p. 94-98 et p. 118, pl. VIII, fig. 3-7. Genève.
- 1876. Proiguana europeana H. Filhol. Sur les Reptiles fossiles des phosphorites du Quercy, p. 28. Bull. Soc. Philom. (6) 11 (1876). Paris.
- 1877. Iguana europæana (texte) = Proiguana europæana (explication des planches) H. Filhol. Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Etude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des Mammifères, 2e partie, p. 267-268, pl. 26, fig. 430-433. Ann. Sci. Géol., 8. Paris. [Edition séparée, p. 487-488, pl. (51), fig. 430-433. Paris, 1877].
- 1888. Iguana europeana R. Lydekker. Notes on Tertiary Lacertilia and Ophidia, p. 110. Geol. Mag. (n. s., 3 dec.), 5. London.
- 1888 a. Iguana europæa R. Lydekker. Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Nat. Hist.), part I, p. 277, fig. 61, London.
- 1889. ? Proiguana Europæana K.-A. von Zittel. Handbuch der Palæontologie, 1. Abt, III Bd., 3. Lief., S. 607, Fig. 537. München u. Leipzig. [Trad. Ch. Barrois, III, p. 597-598, fig. 537. Paris, 1893].
- [Transl. Ch.-R. Eastman, II, p. 163, fig. 255. London, 1902. Ibid., 2. ed. (A.-S. Woodward), II, p. 332, fig. 430, London, 1932].
- 1895. ? Proiguana K.-A. von Zittel. Grundzüge der Palæontologie (Palæozoologie), S. 642, Fig. 1620. München u. Leipzig.
- 1903. Iguana Europæa G. de Stefano. I Sauri del Quercy appartenenti alla collezione Rossignol, p. 393-396, fig. a, b, p. 394, Tav. IX, fig. 3, 14, Tav. X, fig. 1, 4, 5, 17. Atti Soc. ital. Sc. Nat. Mus. civ., 42. Milano.

Bulletin du Muséum, 2e s., t. XIV, nº 3, 1942.

- 1905. Iguana Europæa G DE STEFANO. Appunti sui Batraci e sui Rettili del Quercy appartenenti alla collezione Rossignol, p. 64. Boll. Soc. Geol. Ital., 24, Roma.
- 1908. Iguana europæa F. Nopcsa. Zur Kenntniss der fossilen Eidechsen, S. 41. Beitr. Geol. Palaeont. Oest.-Ung, 21. Wien.
- 1911. Iguana europæa K.-A. von Zittel. Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie), 2. Aufl. (F. Broili, E. Koken, u. M. Schlosser), II, S. 210, Fig. 343. München u. Berlin.
- [3. Aufl. (H. Broili u. M. Schlosser) II, S. 245, Fig. 355. 1918]. [4. Aufl. (H. Broili u. M. Schlosser) II, S. 257, Fig 359. 1923].
- 1935. Proiguana europæa M. Boule et J. Piveteau. Les Fossiles, p. 553, fig. 906. Paris.
- 1939. Iguana europaea O. Kuhn. Squamata, I. Lacertilia, p. 21, Fossilium Catalogus (1) 86. 's Gravenhage.
- 1940. Iguana europaea (Text) = Proiguana europaeana (Erläuterungen z. d. Tafeln) O. Kuhn. Die Placosauriden und Anguiden aus dem mittleren Eozän des Geiseltales, S. 465, Taf. X, Fig. 3. Nova Acta Leopoldina (N. F.) 8, Nr. 53. Halle (Saale).
- 1940 a. Iguanidæ, div. gen. nov. (Geiseltal) O. Kuhn. ibid., S. 465.

A l'exception de la forme étudiée par F.-J. Pictet, qui n'est pas mentionnée, et des genres nouveaux annoncés par O. Kuhn, toutes les pièces précédentes sont encore groupées par F. Norcsa 1908 et par O. Kuhn 1939-1940, sous un seul nom, Iguana europaea Filhol.

Afin de dominer plus aisément une question assez confuse, je crois utile de répartir ces restes en quatre groupes, dont il va être question.

1. En premier lieu, F.-J. Pictet 1855-57 décrit et figure « quelques os de la tête paraissant se rapporter à un type perdu voisin des Iguaniens ». Ces restes ont été trouvés en association dans la Sidérolitique, probablement ludien, de Mormont (= le Mauremont) près la Sarraz (Suisse), et semblent appartenir à un même individu. Ils sont fragmentaires et déformés, de l'avis même de F.-J. Pictet. Les figures qu'en donne l'auteur me paraissent cependant suffisantes pour écarter le rapprochement avec les Iguanidés et proposer le classement du fossile parmi les Anguidés.

La mandibule surtout est significative. La partie proximale de cette pièce, qui correspond à la branche droite, a été mal interprétée par F.-J. Pictet, qui l'a figurée à l'envers (fig. 6 a et b, pl. VIII), le bord supérieur en bas. Si on lui donne son orientation véritable, elle montre les plus grandes analogies avec les pièces homologues des Anguidés. De même que chez ces derniers, elle présente une forte courbure, convexe vers le haut, et se dirige en arrière vers l'intérieur et vers le bas. La fossa Meckeli, plafonnée par le supraangulaire, est très réduite — moins cependant que celle d'Ophisaurus — alors qu'elle est largement ouverte chez les Iguanidés. Comme dans la

famille des Anguidés, la pièce est lisse sur la face externe et ne présente pas une crista supraangularis, ce qui constitue une différence avec les Scincidés. Le processus retroarticularis et le bord inférieur de la pièce (préarticulaire) sont malheurcusement brisés et ne per-

mettent pas une comparaison plus complète.

Le dentaire gauche est conservé. La position inférieure du sulcus Meckeli le rapproche également des Anguidés. La disposition des dents, subpleurodontes et espacées, ainsi que leur forme, aiguë et recourbée vers l'arrière, rappellent assez bien ce qu'on observe chez Anguis; au contraire, les dents des Iguanidés sont généralement hyperpleurodontes, contiguës et verticales. La joue interne de l'os, comme dans les Anguidés, s'abaisse doucement pour masquer le sulcus Meckeli, sans former un bourrelet marqué à la base des dents. La face externe ne montre pas trace de la crête d'insertion musculaire qui, chez les Scincidés, s'abaisse vers l'avant à partir du coronoïde.

Le prémaxillaire et le maxillaire sont trop frustes pour qu'il soit possible d'en tirer des conclusions précises. On observe cependant une dentition très analogue à celle qui a été signalée sur le dentaire.

Le ptérygoïde gauche est connu; il est très particulier. Son bord interne est rectiligne, épaissi, et porte une rangée unique d'une quinzaine de dents. Le processus quadratus est grêle et allongé; le processus basisphenoideus très marqué. Mais surtout le processus ectopterygoideus, qui forme une large expansion foliacée, est tout à fait spécial. Il serait utile de revoir la pièce originale. Il n'est pas impossible que la figure de F.-J. Pictet (fig. 3, pl. VIII) englobe en partie l'ectoptérygoïde, la limite des deux os ayant pu échapper au dessinateur.

En résumé, le fossile en question s'éloigne catégoriquement des Iguanidés. On doit le rapporter aux Anguidés. Ses caractères le séparent cependant des grandes formes tétrapodes, répandues en Europe et en Amérique du Nord pendant le Nummulitique, et qui ont été parfois groupées en une famille séparée, les Placosauridæ P. Gervais, O. Kuhn = Glyptosauridæ O.-C. Marsh, Ch.-L. Camp. Il s'agit plutôt ici d'une forme qui doit être rapprochée des Anguidés apodes, représentés actuellement par les genres Ophisaurus et Anguis.

La forme de Mormont peut être rapportée au genre *Parapseudopus* O. Kuhn 1940, créé récemment pour deux espèces de l'Eocène moyen

du Geiseltal.

Une comparaison entre le génotype, P. hallensis O. Kuhn 1940 (op. cit., Fig. 4, Taf. III), et les figures de F.-J. Pictet fait apparaître des analogies frappantes entre les deux fossiles. Tous deux ont des os grêles, semblablement conformés, et des dents espacées très longues, aiguës et recourbées. Cependant la forme suisse se distingue

dès l'abord de celle de l'Eocène allemand par une taille deux à trois fois plus forte. Il s'agit sans doute d'une autre espèce, un peu plus récente, probablement ludienne, que je désignerai sous le nom de Parapseudopus Picteti nov. sp. [Type: Fossile sus-mentionné, figuré par F.-J. Pictet 1855-57; Musée de Lausanne]. Je lui rapporte diverses pièces fossiles provenant du Ludien d'Entreroches (près Mormont) et des Phosphorites du Quercy. Une étude ultérieure viendra en complèter la diagnose.

2. H. Filhol, en 1876, a créé *Proiguana europeana*, provenant des Phosphorites du Quercy. L'année suivante, le même auteur décrit sommairement le type de cette forme comme *Iguana europæana* et le figure sous son premier nom, *Proiguana europæana*. Il s'agit d'une portion antérieure de dentaire (lectotype) et d'un fragment de maxillaire (paralectotype); j'ai retrouvé les deux pièces dans les collections du Laboratoire de Paléontologie du Muséum.

En 1903, G. de Stefano (p. 394, fig. a et b) décrit une mandibule presque complète de la même espèce, privée seulement de son processus retroarticularis, qu'il nomme Iguana Europæa Filhol. Il rapporte malencontreusement à cette forme : un humérus d'oiseau (Filholornis paradoxa A. Milne Edwards), fig. 3, tav. IX; une phalange, probablement mammalienne, qu'il considère comme un « tibia gauche », fig. 14, tav. IX; un fémur de Necrosaurus 1 Cayluxi (H. Filhol), fig. 1, tav. X; et enfin 3 vertèbres caudales du même Necrosaurus, fig. 4, 5 et 17, tav. X, privées de zygosphène, quoi qu'en dise l'auteur.

Plus récemment, dans leur Traité, M. Boule et J. Piveteau 1935 donnent une bonne figure d'une mandibule de *Proiguana europæá*; c'est sans doute la pièce dessinée par G. de Stefano, que j'ai pu étudier au Laboratoire de Paléontologie du Muséum, et qui cons-

titue un bon hypotype de l'espèce.

Enfin O. Kuhn 1940 (op. cit., Fig. 11, Taf. IX) donne, sous le nom évidemment erroné de Lacerta lamandini Filhol, une photographie d'un dentaire de la même espèce, provenant également des Phos-

phorites du Quercy.

L'examen de la mandibule complète montre qu'il s'agit d'un animal bien différent des Iguanidés, et en particulier des grands Iguanina avec lesquels la comparaison a été faite par les auteurs précédents. Chez ces derniers Sauriens, en effet, la fossa Meckeli est typique et largement ouverte; les deux bords du dentaire se rejoignent, dans leur partie distale au-dessus du sulcus Meckeli et se soudent complètement; corrélativement le spénial est très peu développé vers l'avant;

^{1.} Je reprends, pour désigner le Varanidé du Quercy, le nom de Necrosaurus H. Filноі 1876 (= Palæosaurus H. Filноі 1873 non D. Williams 1838; = Palæovaranus H. Filноі 1877).

les dents enfin possèdent une couronne denticulée. Sur tous ces points, la mandibule fossile s'oppose aux caractères des Iguanidés. Par contre, dans tous ses détails morphologiques, elle offre une analogie frappante avec la mandibule de Glyptosaurus O.-C. MARSH, genre du Nummulitique américain dont Ch.-W. Gilmore 1 a donné récemment d'excellentes figures (p. 110, fig. 65 et pl. XVII, fig. 1 et 1 a). On doit donc admettre que la pièce du Quercy, comme Glyptosaurus, appartient à la famille des Anguidés, et plus précisément au groupe des Placosauridés = Glyptosauridés, dont l'individualité a été contestée par Ch.-W. GILMORE. On peut d'ailleurs comparer le dentaire de Proiguana avec celui de Diploglossus cadurcense G. DE Stefano 1903², de Diploglossus sp. K.-A. von Zittel 1889³ et de Placosaurus Leenhardti H. Leenhardt 1926 4. Ces trois dernières pièces appartiennent à une même espèce du Quercy, et doivent être nommées Placosaurus margariticeps (P. Gervais 1876 5.) Le dentaire de cette forme ne diffère guère de celui de Proiguana europeana H. Filhol que par ses dents postérieures de type amblyodonte 6. L'analogie apparaît bien, notamment, si l'on compare les figures de « Diploglossus cadurcense » G. DE STEFANO 1903 [= Placosaurus margariticeps (P. Gervais 1876)] à la représentation de « Lacerta lamandini » O. Kuhn 1940 [= Proiguana europeana H. Filhol 1876]. La différence entre les deux formes, portant sur les dents, est indiscutable; mais, si l'on en juge d'après les Sauriens actuels, comme Ophisaurus, elle ne paraît avoir que la valeur d'un caractère spécifique. Je propose donc de rattacher l'espèce de H. Filhol, sous le nom de Placosaurus europæus (H. Filhol 1876), au genre Placosaurus P. Gervais 1848-52, très semblable d'ailleurs, sinon identique, au genre Glyptosaurus O.-C. Marsh 1871.

3. R. Lydekker 1888 rapporte à l'espèce de H. Filhol des vertèbres pourvues d'un zygosphène, qui proviennent du Ludien de Hordwell (Hampshire) et correspondent au nº 32.840 A des collections du British Museum N. H. La même année (1888 a) il figure une de ces vertèbres et l'attribue encore à Iguana europæa Filhol. Ce n'est nullement la forme que H. Filhol avait en vue ; cette dernière est beaucoup plus vigoureuse et possède des vertèbres massives, de

^{1.} Ch.-W. GILMORE. Fossil Lizards of North America, p. 91-120, Mem. Acad. of Sciences, 22, no 3, Washington, 1928.

^{2.} G. DE STEFANO 1903, op. cit., Tav. IX, fig. 1, 4, 6.
3. K.-A. VON ZITTEL 1889, op. cit., Fig. 539, S. 607.
[Trad. Ch. Barrois, 1893, III, fig. 539, p. 597].
4. H. Leenhardt. Sur quelques Sauriens de l'Eocène supérieur de la France, fig. 3, p. 373, Bull. Soc. Géol. Fr. (4) 26, Paris 1926.
5. P. Gervais. Zoologie et Paléontologie générales (2º série), p. 60 [Varanus?

margariticeps], Paris 1876.

6. À la suite de G.-J. DE FEJÉRVÁRY, j'utilise ce terme pour désigner des dents arrondies, telles qu'on les observe chez Ophisaurus apodus PALLAS, Varanus niloticus LINN.,

type anguioïde. J'ai retrouvé, dans le matériel du Quercy, des pièces très semblables à celles de R. Lydekker. Ces vertèbres présentent une morphologie très comparable à celle des pièces homologues du genre Lacerta; elles n'en diffèrent que par la présence d'un zygosphène et d'un zygantrum bien caractérisés, persistant jusque dans les vertèbres caudales. On comprend que ce détail ait fortement influencé R. Lydekker et l'ait conduit à rapporter le fossile à la famille des Iguanidés. Mais il n'est nullement démonstratif. En effet, une observation un peu attentive montre que le genre Lacerta, et notamment Lacerta lepida Daudin (= L. ocellata Daudin), possède, sinon un zygosphène bien individualisé, du moins des facettes d'articulation zygosphèniales et zygantrales très nettes et parfaitement constantes. F. Siebenrock 1894 avait d'ailleurs bien observé cette disposition anatomique chez Lacerta Simonyi Steind.

· On peut donc, malgré ce caractère, rapporter la forme du Quercy

et de Hordwell à la famille des Lacertidés.

K.-A. von Zittel, dans son Handbuch 1889, et dans les éditions successives de son Grundzüge 1895-1923, a figuré un dentaire des Phosphorites du Quercy qu'il a rapporté à Iguana Europæana Filhol. Ce dentaire, fort comparable à celui de Lacerta lepida Daudin, appartient incontestablement à un Lacertidé et se rapporte à peu près certainement aux vertèbres figurées par R. Lydekker.

C'est encore à la même forme qu'appartiennent le dentaire et le maxillaire figurés par O. Kuhn 1940 (op. cit., Fig. 8-9, Taf. IX, Fig. 6, Taf. X) sous le nom de Lacerta mucronata Filhol. Il ne peut s'agir de cette dernière espèce, dont j'ai étudié, sinon le type perdu, du

moins des échantillons de la collection H. Filhol.

Ces diverses pièces, vertèbre dorsale de R. Lydekker, dentaire de K.-A. von Zittel et maxillaire de O. Kuhn, appartiennent à une forme intéressante dont je connais en outre le pariétal, diverses vertèbres et quelques os des membres. Il s'agit d'un Lézard très proche de Lacerta lepida Daudin; le dentaire, le maxillaire et le pariétal, notamment, sont pratiquement identiques à ceux de la forme actuelle. Mais la présence d'un zygosphène dans les vertèbres dorsales, sacrées et caudales, me paraît avoir une valeur suffisante pour justifier la création d'un genre nouveau. Je désignerai donc l'espèce en question sous le nom de Plesiolacerta Lydekkeri gen. et sp. nov. [Type: n° 32.840 A, Coll. Paléont. Brit. Mus. N. H.]

L. Nöth 1940 ¹ a fait connaître récemment une nouvelle forme de Lacertidé, provenant de l'Eocène moyen du Geiseltal, et qu'il nomme Eolacerta robusta. J'ai d'abord eru pouvoir rapporter au même genre la forme précédente. Cependant, L. Nöth, dans sa scrupuleuse

^{1.} L. Nöth. Eolacerta robusta n. g. n. sp., ein Lacertilier aus dem mittleren Eozän des Geiseltales. Nova Acta Leopoldina (N. F.) 8, Nr. 53, S. 440-460, Taf. I-VIII, Halle (Saale). 1940.

description, souligne l'improbabilité de la présence d'un véritable zygosphène chez Eolacerta; ce dernier ne possèderait, en avant de son arc neural, qu'une simple saillie non élargie, pourvue de facettes articulaires, telle qu'on l'observe chez Lacerta. D'autrc part, Eolacerta présente des dents simplement aiguës et non tricuspides comme celles de Plesiolacerta et de Lacerta. Ces divergences me conduisent à maintenir une différence générique entre les formes du Quercy et du Geiseltal. Il se peut, cependant, que la mauvaise conservation ait seule empêché de découvrir un vrai zygosphène chez Eolacerta. S'il était prouvé, par l'étude d'un matériel meilleur, que ce caractère se retrouve dans le genre allemand, Plesiolacerta R. Hoffstetter 1942 devrait sans doute tomber en synonymie avec Eolacerta L. Nöth 1940.

4. O. Kuhn 1940 a figuré, sous le nom de *Proiguana europaeana* Filhol, un dentaire provenant des Phosphorites du Quercy. La pièce, visible seulement sur sa face externe, et partiellement engagée dans la gangue, ne permet pas une étude définitive. Cependant la forme générale de l'os et surtout son hétérodontie me paraissent indiquer qu'il s'agit de *Lacerta mucronata* H. Filhol 1877 ¹, espèce qui est devenue le génotype de *Pseudolacerta* G. de Stefano 1903 ².

L'étude de cette forme est assez malaisée. En effet, le type de H. Filhol n'a pu être retrouvé et la figure originale n'est pas très bonne. Il existe cependant, dans les collections du Laboratoire de Paléontologie du Muséum, des pièces du Quercy, classées sous le nom de L. mucronata, qui correspondent bien à la description de H. Filhol, sauf en ce qui concerne l'existence de « barres » dentaires ; il me paraît inutile de s'arrêter à ce dernier caractère : les intervalles observés par H. Filhol correspondent évidemment aux vides laissés par des dents en cours de remplacement, et n'ont aucunc importance.

Le dentaire de L. mucronata H. Filhol, comme celui de Lacerta Lamandini H. Filhol 1877, possède un bord inférieur presque rectiligne, et non largement arqué comme celui de Lacerta. Le sulcus Meckeli, visible sur la face interne est très étroit et ses bords sont presque contigus. Le spénial est peu développé vers l'avant. Tous ces caractères séparent nettement la forme fossile du genre Lacerta. Ils justifient, mieux que l'hétérodontie sur laquelle s'appuyait G. de Stefano, le maintien du genre Pseudolacerta. Je considère comme appartenant au même genre Pseudolacerta Lamandini (H. Filhol 1877), qui ne diffère du génotype que par sa dentition.

^{1.} H. Filhol 1877, op. cit., p. 269, Pl. 26, fig. 423. [Ed. sép., p. 489, Pl. (51), fig. 423].
2. G. de Stefano 1903, op. cit., p. 413.
3. H. Filhol 1877, op. cit., p. 269, Pl. 26, fig. 421. [Ed. sép., p. 489, Pl. (51), fig. 421].

La position systématique du genre Pseudolacerta demande à être discutée. Les caractères de la mandibule ne me semblent pas autoriser son maintien parmi les Lacertidés. Ils rappellent beaucoup plus la disposition qui est réalisée chez les Zonuridés. Je serais d'autant plus tenté d'effectuer ce rapprochement que j'ai rencontré, dans le matériel de Quercy, deux vertèbres présentant la même physionomie d'ensemble que celles de Zonurus giganteus (SMITH); ces pièces appartiennent probablement à Pseudolacerta. On peut espérer que la découverte d'autres pièces osseuses viendra confirmer l'hypothèse formulée ici sur la position systématique de ce dernier genre.

En résumé, aucun Iguanidé n'est encore connu dans la faune fossile de l'Ancien Monde, et, mis à part trois genres actuels spéciaux à Madagascar et aux Iles Fidji, la famille demeure exclusivement américaine.

Si l'on fait abstraction des rapprochements fantaisistes opérés par G. de Stefano, on doit répartir les formes fossiles européennes qui ont été rapportées à cette famille entre quatre espèces:

Parapseudopus Picteti nov. sp. [Anguidæ, Anguinæ].
Placosaurus europæus (H. Filhol, 1876) [Anguidæ, Placosaurinæ].
Plesiolacerta Lydekkeri nov. gen., nov. sp. [Lacertidæ].
Pseudolacerta mucronata (H. Filhol, 1877) [Zonuridæ?].

Je ne puis évidemment discuter les genres nouveaux annoncés par O. Kuhn en 1940. Il me paraît cependant improbable qu'on puisse attendre la découverte d'Iguanidés bien caractérisés dans l'Eocène européen. J'ai étudié attentivement, en effet, les diverses collections de Paris, de Lyon et de Bâle. Ce matériel, pourtant très riche, ne m'a fourni aucun reste susceptible d'être rapporté à la famille étudiée.

On peut, en conclusion, rapprocher ces observations de celles qu'a faites H. Leenhardt en 1926 au sujet des prétendus Hélodermatidés que l'on avait cru retrouver dans les Phosphorites du Quercy. Il en résulte, en ce qui concerne les Sauriens, qu'il ne reste plus rien des rapprochements, encore admis par G.-A. Boulenger en 1918, entre la faune actuelle de l'Amérique du Nord et celle de l'Eocène européen. Par contre, la comparaison entre Placosaurus et Glyptosaurus conduit à admettre une parenté entre les faunes éocènes des deux continents.

Laboratoire d'Anatomie comparée et Laboratoire de Paléontologie du Muséum.

^{1.} G.-A. Boulenger. Considérations sur les affinités et la dispersion géographique des Lacertides, p. 595, C. R. Ac. Sc. 166, Paris, 1918.